

Polypodium bifrons Hook.
A ganze Pflanze, *B* Urnenblatt von vorn, *C* von unten und *D* durchschnitten.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Blumengarten der Ameisen von *Camponotus femoratus* (Fab.) bewachsen mit *Streptocalyx angustifolius Mez* bei Iquitos in Peru 1902.

Nach photographischer Aufnahme von E. Ule. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Ameisenpflanzen.

Von

E. Ule.

(Mit Tafel VI und VII.)

I. Theorien der Ameisenpflanzen.

In den Tropen haben eine Reihe von Pflanzen, welche ständig von Ameisen bewohnt werden, als sogenannte Ameisenpflanzen oder Myrmecophilen die Aufmerksamkeit der Biologen auf sich gezogen. Nun will man allerdings im engeren Sinne unter Ameisenpflanzen nur solche verstanden wissen, die in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis, in Symbiose, zu den Ameisen stehen. Eine solche Scheidung läßt sich jedoch nicht durchführen, weil es noch gar nicht so sicher erwiesen ist, ob alle diese von Ameisen bewohnten Pflanzen wirklich von ihnen abhängig sind. So ist auch in neuerer Zeit bei einigen recht typischen Formen der Myrmecophilen ein symbiotisches Verhältnis in Frage gestellt worden. Es mögen daher als Ameisenpflanzen alle die Pflanzen angesehen werden, die dauernd von bestimmten Ameisenarten bewohnt werden. Auszuschließen sind dagegen die Pflanzen, wo sich nur gelegentlich in Ritzen, abgestorbenen Ästen oder Blattscheiden Ameisen angesiedelt haben. WARBURG[1]) nennt die Ameisenpflanzen Myrmecophyten anstatt des weniger bezeichnenden Ausdruckes der Myrmecophilen und unterscheidet sie in solche, die den Ameisen Nahrung spenden, als myrmecotrophe, und in solche, die ihnen einen Unterschlupf oder eine Behausung bieten als myrmecodome; und letztere sind es besonders, welche wir hier betrachten wollen.

Die ausgebildetsten Ameisenpflanzen besitzen in hohlen, blasenförmigen Teilen der Achsengebilde oder in sackartigen Schläuchen von Blattstielen und Blättern geeignete Wohnräume. Bei weniger ausgebildeten, myrmeco-

1) O. WARBURG, Über Ameisenpflanzen (Myrmecophyten). Biologisches Centralblatt. Bd. XII. S. 129—142.

domen Formen bohren sich die Ameisen Gänge in die Zweige, deren Mark sich natürlich leicht entfernen lassen muß.

Als Pflanzenfamilien, bei welchen besonders in Südamerika viele und charakteristische Ameisenpflanzen vorkommen, sind zu nennen die Leguminosen, die Melastomataceen, die Moraceen und die Polygonaceen.

Am bekanntesten unter den Ameisenpflanzen ist die von SCHIMPER[1]) eingehender behandelte *Cecropia* aus der Familie der Moraceen. Hier sind es die hohlen Internodien des oberen Stammes und der Zweige, welche an einer dünneren Stelle über der Ansatzstelle des Blattes von den Ameisen durchbohrt und in ihrem Innern besiedelt werden. Außerdem bieten die polsterförmigen Blattkissen des Blattstieles in eiweißhaltigen, kaum stecknadelkopfgroßen Gebilden, den sogen. MÜLLERschen Körperchen, ihren Bewohnern Nahrung. Die Ameisen leben hier nur in den Kronen der Bäume.

Noch auffallender sind *Triplaris*-Arten von Ameisen in Besitz genommen, denn hier hausen sie nicht nur in den jüngeren Zweigen, sondern sie erhalten auch dauernd das innerste Mark des ganzen Stammes als Gang, von dem einzelne Seitengänge nach außen führen, frei. Selbst auf dem Boden verkehren diese immer kampfbereiten Tierchen und zerstören dort im Umkreis von einigen Metern alle aufwachsende Vegetation. An solchen Blößen im Walde erkennt man, wo die *Triplaris*-Bäume stehen. Schlauchartige Anschwellungen der Zweige und Verzweigungen finden wir dann bei *Duroia hirsuta* K. Sch., *Cordia nodosa* Lam., *C. Gerascanthus* Jacq. und einer Melastomatacee *Pterocladon Sprucei* Hook.

Von den Pflanzen, welche den Ameisen in Hohlräumen und schlauchartigen Gebilden der Blattstiele Wohnung bieten, sind als die ausgeprägtesten verschiedene Arten der Gattung *Tachygalia* zu erwähnen. Hier ist der hohle, angeschwollene Blattstiel der großen Fiederblätter von Ameisen besiedelt. In älteren Exemplaren leben dieselben nur in den Kronen der schlanken Bäumchen. Andere hierher gehörige Pflanzen sind noch *Hirtella myrmecophila* Pilger n. sp., *Duroia saccifera* Spruce und insbesondere die zahlreichen Melastomataceen wie Arten von *Tococa* und *Maieta*.

Bei *Sapium taburu* Ule und *S. eglandulosum* Ule, weniger ausgebildete Ameisenpflanzen, sind keine besonderen Hohlräume vorhanden, sondern die Ameisen durchbohren die Zweige meist an einer verkorkten Stelle über dem Blattstiel und zerstören das innere, lockere Mark. Diese Ameisenpflanzen sind nicht so beständig von Ameisen bewohnt, doch gehört die dort vorkommende Art, *Pseudomyrma Caroli* Forel var. *sapii*, zu einer recht typischen Form derselben.

Der oft komplizierte Bau der von Ameisen bewohnten Internodien, die hohlen Stengelteile und Blattschläuche, dann auch die zuweilen vorkommen-

1) A. F. W. SCHIMPER, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Heft 1.

den Ameisenbrötchen haben Veranlassung gegeben, dieselben als Anpassungen zum Besuch dieser Insekten, welche die Pflanzen beschützen, anzusehen. So behauptet Schimper auf Grund eingehender Untersuchungen, daß bei der in Südbrasilien verbreiteten *Cecropia adenopus* Mart. sich die verdünnte, von Ameisen stets durchbohrte Stelle, die der Gefäßbündel entbehrt und die Müllerschen Körperchen durch natürliche Selektion ausgebildet hätten, damit sie von den bewohnenden Ameisen, vor den Schleppameisen geschützt würden. In ähnlicher Weise sind auch die übrigen Ameisenpflanzen als zum Schutz gegen Blattschneider oder andere Tiere entstanden angesehen worden. Schon lange bekannt sind die epiphytischen Sträucher von *Hydnophytum* und *Myrmecodia* mit ihren großen Knollen, die innen in Kammern geteilt und immer von bissigen Ameisen bewohnt sind. Daß die Ameisen nicht notwendig zur Existenz obiger Pflanzen sind, hat Treub[1]) in neuerer Zeit an kultivierten Exemplaren nachgewiesen, die sich frei von Ameisen normal entwickelten. Es werden die hohlen Kammern der Knollen daher als Durchlüftungsräume angesehen. Bei epiphytischen Pflanzen kommt überdies der Schutz vor Tieren wenig in Betracht.

Wenn Schimper vermutet, daß die Affen die saftigen Blattbasen von *Tillandsia* und *Vriesea* gern abbeißen, so ist dies wohl ein Irrtum. Diese Tiere durchstöbern alles nach Kerfe und reißen oder beißen zu dem Zwecke dann wohl auch die Blätter von Bromeliaceen ab, ohne sie selbst zu verzehren.

Die meisten Bromeliaceen dienen den Ameisen nur zuweilen als Schlupfwinkel und als Ameisenpflanzen können nur kleinere Formen angesehen werden, die überdies von wenig angepaßten und auch anderwärts lebenden Ameisen besetzt sind. Auch bei anderen Ameisenpflanzen ist man über die Bedeutung von Anpassungen zum Tierschutz zweifelhaft geworden. Zum Teil haben die Zoologen dieser Ansicht mehr zurückhaltend gegenüber gestanden, vielleicht, weil ihnen oft ein Einblick in das Pflanzenleben fehlte. Eine entschiedenere Widerlegung der Schimperschen Ameisentheorie (Schimper selbst hat diese Theorie nicht in extremem Sinne verstanden) hat zuerst H. von Ihering in der Berliner Entomologischen Zeitschrift Bd. XXXIX. Heft 3, 1894 gebracht, »Die Ameisen von Rio Grande do Sul.« Ich selbst habe schon auf verschiedene Unzuträglichkeiten dieser Theorie in den Verhandlungen der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XVIII, Heft 3 und 6 hingewiesen, wo ich besonders darauf aufmerksam gemacht habe, daß die Gründe, weshalb nach Schimper die ameisenfreien Cecropien des Schutzes der Ameisen entbehren sollten, nicht zutreffen. Bei einem fast dreijährigen Aufenthalt im Amazonasgebiet,

1) Treub, Sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg Bd. III et VII.

das sich durch seinen Reichtum an Ameisenpflanzen auszeichnet, habe ich Gelegenheit gehabt, Beobachtungen zu machen und Erfahrungen über diesen Gegenstand zu sammeln. Es ist nun gewiß von Interesse, ob die in den meisten biologischen Schriften verbreitete Ansicht über die Bedeutung des Ameisenschutzes der Ameisenpflanzen tatsächlich in der Natur begründet ist oder nicht.

Betrachten wir zunächst den Schutz vor den Schleppameisen, so kommen eine große Menge von Ameisenpflanzen wie ganze Wälder von *Cecropia* im Überschwemmungsgebiete vor, wo die so verheerenden, blattschneidenden Ameisen so gut wie gänzlich fehlen. Buscalioni und Huber haben sogar eine neue Theorie der Ameisenpflanzen aufgestellt, nach der von verschiedenen Gattungen die Arten im Überschwemmungsland meist myrmecophil, die Arten auf dem Festland meist ameisenfrei seien, oder, wenn mit Ameisen bewohnt, sich von solchen überschwemmt gewesener Standorte ableiten lassen. Diese Theorie entspricht der Wirklichkeit nicht, denn auf dem überschwemmungsfreien Lande ist die Artenzahl der Ameisenpflanzen entschieden größer, wenn auch gewiß die Masse der Individuen auf dem Überschwemmungslande meistens bedeutender sein mag. Ameisenfreie *Cecropia*-Arten vom Amazonenstrom kenne ich nicht, denn von der von Huber dafür gehaltenen *Cecropia sciadophylla* Mart. habe ich ein Exemplar umhauen lassen und habe sie mit *Azteca Emmeryi* Forel n. sp. besetzt gefunden. Bei Rio de Janeiro habe ich auch eine häufige Sumpfcecropie nachgewiesen, die fast immer von Ameisen bewohnt ist und an deren Standort in der Regel keine Schleppameisen hinkommen[1]). Auf der anderen Seite gibt es Gegenden, in denen die Schleppameisen leben und jegliche Ameisenpflanzen fehlen. So findet man in der Restinga und in den Dünen am Meeresstrande bei Rio de Janeiro oft die Baue von Schleppameisen, ohne daß man Ameisenpflanzen oder Pflanzen mit irgend einem Ameisenschutz wahrnimmt, während derselbe in dieser offenen, weniger dicht bewachsenen Formation gerade besonders notwendig wäre.

Fehlen nun dem großen Überschwemmungsgebiete, wo fast die meisten Ameisenpflanzen wachsen, die Blattschneider nahezu gänzlich, so sind sie jedoch auf dem festen Lande vorhanden und richten in Pflanzungen oft große Verwüstungen an. Im dichten, aus mannig-

1) H. v. Ihering macht mir hier den Vorwurf, daß ich die von ihm geschilderte Beobachtung, wie die *Atta*-Arten sich vor den Überschwemmungen schützten, nicht berücksichtigt hätte. Darauf kann ich erwidern, daß ich nur Lokalitäten, die fast immer naß und sumpfig sind, wo also die kleine Sumpfcecropia vorkommt, und solche, wo die Überschwemmungen Monate lang andauern, im Auge gehabt hatte. In Gegenden mit kurz andauernden Überschwemmungen hatte ich keine Beobachtungen gemacht und will gern zugeben, daß sich daselbst die Schleppameisen zu halten vermögen, was aber für meine Beweise von wenig Bedeutung ist.

faltigen Pflanzen zusammengesetzen Walde da kommen die Zerstörungen durch die Schleppameisen kaum in Betracht, und so habe ich auch nirgends bedeutendere Spuren davon wahrgenommen, obwohl sich ihre gewaltigen Erdbaue oft bemerkbar machten. Die Ameisen wechseln zu oft mit den Bäumen, von denen sie Laub schneiden, dazu überwächst die üppige Vegetation entstandene Blößen zu schnell, als daß man davon viel bemerkte.

H. von Ihering hat die Masse der von Ameisen abgeschnittenen Blätter berechnet und hat gefunden, daß 183 Nester im Jahre erst so viel verbrauchen, wie eine Kuh in der Zeit frißt. Nun mag gewiß der Verbrauch von Blättern bei den Ameisen am Amazonenstrom ein viel größerer sein als im Süden; immerhin findet man die Nester nicht so dicht beisammen, als daß die Zerstörungen besonders fühlbar würden, auch stehen sie in keinem Vergleich mit dem Vernichten des Laubes durch größere Tiere, wie z. B. die weidenden Herden in den Steppen Afrikas.

Das Material, das die Schleppameisen gebrauchen, ist ein sehr mannigfaltiges und besteht auch aus Fruchtschalen, Samen, Handelsprodukten, und selbst Papier und Kleider zerschneiden sie. Manche *Atta*-Arten sammeln auch Blattstückchen von Kräutern und Gräsern und eine Art zerschneidet nach H. von Ihering nur Gräser.

Bei Kulturpflanzen in Gärten und auf Feldern ist, weil dieselben offener und in Masse zusammenstehen, der Schaden, den die Schleppameisen anrichten, ein oft sehr bedeutender und macht oft die Anzucht vieler Gewächse unmöglich. Auch die auf Waldblößen gesellig aufwachsenden Cecropien würden ohne die sie bewohnenden Ameisen wohl den Zerstörungen der Schleppameisen ausgesetzt sein. In ihrem Urzustande kommt aber *Cecropia adenopus* Mart. nur vereinzelt oder gruppenweise an lichten Stellen im Walde vor und dort würde sie nur hin und wieder von Schleppameisen befallen werden. Viele von den Ameisenpflanzen gehören auch nach der Beschaffenheit der Blätter nicht zu den von den Schleppameisen bevorzugten. Bei einem großen Teil der Ameisenpflanzen kommen also die Zerstörungen der Schleppameisen gar nicht in Betracht und bei anderen spielen sie nicht die Rolle, die man ihnen im allgemeinen beimißt.

Fehlen nun in der alten Welt, wo doch auch viele Ameisenpflanzen vorkommen, die Schleppameisen gänzlich, so wäre noch der Schutz zu berücksichtigen, welchen die bewohnenden Ameisen vor pflanzenfressenden Tieren bieten. Für Weidetiere sind hier epiphytische Gewächse auszuschließen und viele andere Ameisenpflanzen würden wegen ihrer drüsigen Behaarung oder Beschaffenheit der Blätter kaum von ihnen gesucht werden. Die den Ameisenpflanzen unter den Melastomaceen verwandten Gattungen als *Clidemia*, *Leandra* und *Ossaea* stehen oft an Waldrändern und auf Weiden, wo sie von dem Vieh gemieden

werden. Warum sollen dann die ihnen ähnlichen Gattungen *Tococa*, *Maieta* usw. besonders mit Schläuchen für Ameisenschutz eingerichtet sein? Auch andere Ameisenpflanzen, wie *Cordia nodosa* Lam., *Duroia saccifera* Spruce und besonders *Sapium*-Arten besitzen keineswegs ein von weidenden Tieren begehrtes Laub. Einige Myrmecophyten, wie *Triplaris* und *Tachigalia*, woselbst immer die jungen Pflanzen von bissigen Ameisen belebt sind, mögen allerdings dadurch vielfach verschont bleiben und in dem Kampf um den Raum bevorzugt werden, und doch kann dieser Ameisenschutz nicht ausschlaggebend sein. In *Tachigalia spicata* Aubl. haben wir eine ameisenfreie Art, die ganz wie die stets mit Ameisen besetzten Arten als Zwischenbaum wächst und an ähnlichen Standorten vorkommt. Ein langer schwankender Stamm, an dem oben eine kleine Krone sitzt, charakterisiert nämlich diese Arten. Auch eine ameisenfreie *Triplaris*-Art wächst als höherer Baum in Gegenden, wo auch eine mit Ameisen besetzte sich vorfindet.

Zahlreiche Beispiele gibt es nun, wo die Myrmecophyten trotz des Ameisenschutzes von vielen Tieren geschädigt oder zerstört werden. So lieben die Faultiere besonders das Laub der Cecropien und weiden es ab. Ihrem dichten Pelz, in dem sogar Motten leben, mögen gewiß die kleinen Ameisen nichts anhaben. Auch mancherlei Insekten, die sich vom Laub oder anderen Pflanzenteilen nähren, entbehren die Ameisenpflanzen keineswegs; ebenso kommen auch Gallenbildungen vor, ohne daß die Ameisen dies hindern könnten.

Es fragt sich nun noch, wie verhält es sich mit der Schmerzhaftigkeit des Bisses der die Myrmecophyten bewohnenden Ameisen, und da ist wohl hervorzuheben, daß auch hier viel übertrieben worden ist. Die am meisten verbreiteten Pflanzenameisen, die auch hauptsächlich in der *Cecropia* vorkommen, gehören zur Gattung *Azteca*, deren Biß wenig lästig ist und nur unangenehm werden kann, wenn man in Masse von ihnen überfallen wird. Einen recht brennenden Schmerz verursachen dagegen die in *Triplaris, Tachigalia* und *Sapium* lebenden *Pseudomyrma*-Arten, und eine seltenere, größere Ameise in *Cecropia* gehört wegen ihres schmerzhaften Stiches zu den gefürchtetsten Insekten des Waldes.

Im allgemeinen sind aber die Bisse der Pflanzenameisen nicht so schmerzhaft, wie man annimmt, und ich habe die meisten Ameisenpflanzen in die Pflanzenmappe aufgenommen, ohne daß mich die herauskriechenden Ameisen besonders belästigt hätten. Die Pflanzen mit *Pseudomyrma* habe ich allerdings in den Rucksack geschoben, der fest zugebunden wurde, und dabei recht schnell hantiert, um nach Möglichkeit von den immerhin recht schmerzhaften Bissen verschont zu bleiben. Da ich aber die *Pseudomyrma* kannte und mit den anderen Pflanzenameisen als ungefährliche vertraut war, so habe ich die Ameisen, welche auf dem Boden oder in künstlichen, pflanzenlosen Nestern leben, sorgfältig

gemieden, denn unter ihnen gibt es viel mehr schmerzhaft stechende und selbst gefährliche Tiere. Es sind also die Pflanzenameisen am Amazonenstrom mit wenigen Ausnahmen mit weniger kräftigen Waffen ausgerüstet als viele andere Ameisen, während sie es doch als Beschützer der Pflanzen gerade sein sollten.

Es sei auch darauf hingewiesen, daß die in Pflanzen lebenden Ameisen nicht immer andere vertreiben, sondern oft auf denselben Wohnpflanzen dulden oder sogar von ihnen verdrängt werden. In den Astquirlen von *Cecropia* findet man zuweilen die Blumengärten von *Camponotus femoratus* (Fab.) angelegt, und die viel verbreitete *Crematogaster Stollii* Forel v. *amazonensis* legt ihre Kartongänge auch auf Ameisenpflanzen an. Dagegen wurden aus von mir mitgebrachten Ameisennestern von *Camponotus femoratus* letztere Ameisen von einer im botanischen Garten zu Berlin hausenden ostafrikanischen vollständig in die Flucht geschlagen und zogen sich in Erdlöcher zurück.

Als eine besondere Anpassung der Ameisenpflanzen wird hervorgehoben, daß sie ihren Bewohnern Nahrung, z. B. in den MÜLLERschen Körperchen, bieten. Gewiß werden diese Produkte von den Ameisen verzehrt, aber mir erscheint es zweifelhaft, ob sie sich allein davon ernähren, denn auf stark bevölkerten Bäumen möchten doch kaum genug Körperchen, denen außerdem kleine Vögel eifrig nachstellen, erzeugt werden. Ich habe nun gefunden, daß fast in allen Ameisenpflanzen sich Schildläuse nachweisen lassen, welche vielfach in die Höhlungen von den Ameisen hineingebracht worden sein müssen. Diese Schildläuse bieten, wie hinlänglich bekannt ist, den Ameisen Nahrung. Ob die Ameisen in den Pflanzen auch noch andere Stoffe verzehren, darüber fehlt es noch an eingehenderen Beobachtungen.

Wie wir nun gezeigt haben, ist die Bedeutung der Ameisen für die von ihnen bewohnten Pflanzen nicht so groß, wie man bisher angenommen hat. Der Schutz, den sie vor Laub zerstörenden Tieren bieten, ist vielfach entbehrlich und oft nicht nachweisbar, auch sind die Waffen der Ameisen meist nicht die stärksten und die gebotenen komplizierten Einrichtungen der Pflanzen sind für sie nicht so unbedingt nötig und sind auch nicht immer vorhanden. Nun hat man behauptet, es ließe sich das so seltene Vorkommen bei Pflanzen von Ausscheidungen eiweißhaltiger Produkte, wie es die Ameisenbrötchen sind, und der komplizierte Bau vieler Stengel- und Blattschläuche der Ameisenpflanzen nicht anders erklären, als daß es Bildungen seien, die durch natürliche Selektion der sie schützenden Ameisen entstanden seien. SCHUMANN[1]) und

---

1) K. SCHUMANN, Einige neue Ameisenpflanzen. Pringsheims Jahrbücher, Bd. XIX. S. 357—421.

andere nennen die Hohlräume bei vielen Ameisenpflanzen Domatien. Das sind also Bildungen an Pflanzen, die entstanden sind, um von Tieren, die ihnen Nutzen bringen, bewohnt zu werden. Diese Erklärungen werden aber hinfällig, wenn die angeführten Beweise nicht, wie ich nachgewiesen habe, der Wirklichkeit entsprechen. So komplizierte Anpassungen könnten im Gegenteil nur entstanden sein, wenn sie mit der Dringlichkeit des zu gewährenden Nutzens in einem passenden Verhältnis stünden. Überdies gibt es auch Hohlräume bei Pflanzen, welche nicht von Ameisen bewohnt werden und über deren Bedeutung man ebenso noch im unklaren ist. Ich erwähne hier nur die sogenannte Bauchpalme vom Amazonenstrom, *Iriartea ventricosa* Mart., welche etwa in der Mitte des Stammes eine große, fast hohle Anschwellung bildet, so daß sie, auseinander geschnitten, sogar als Kanoe benutzt werden kann. Durchbohrungsstellen oder natürliche Öffnungen finden sich hier nicht, weil in der Peripherie des Monocotylenstammes gewöhnlich keine Lebenstätigkeit mehr stattfindet.

Auch für die Acarophyten kommt de Wildeman[1]) zu dem Schluß, daß der umgebogene Blattrand von *Dioscorea acarophyta* de Wild., der immer von Milben bewohnt ist, keineswegs für diese Tierchen gebildet ist, sondern schon vorher bestanden habe, wie er in den Worten ausdrückt: »les domaties nous semblent, comme nous l'avons déjà dit ailleurs, préformées dans le végétal et elles ont été mises à profit par les insectes.« Gegen den Ausdruck Domatien nur in dem Sinne von Pflanzenteilen, die immer von Tieren bewohnt werden, gebraucht, ist gewiß nichts einzuwenden.

Auch mir scheint es, daß man bei der Erklärung der Bedeutung der Myrmecophyten viel zu wenig die Ameisen selbst und ihre Lebensweise berücksichtigt hat, auf denen vielleicht der Schwerpunkt in der ganzen Frage liegt.

Die Ameisen sind eine Tiergruppe, welche nächst dem Menschen am meisten es verstanden hat, die Lebewesen in der Natur zu ihrem Dienst heranzuziehen. Wir wissen, daß sie Blatt- und Schildläuse pflegen und in ihren Bauen viele myrmecophile Insekten halten. Ferner ist es bekannt, daß sie Ackerbau treiben, einen Pilz in ihren Pilzgärten züchten und sogar an 14 Blütenpflanzen in ihren Blumengärten pflegen[2]). Über das komplizierte Staatsleben und ihre eigentümliche Lebensweise ist gewiß noch manches Wunderbare aufzuklären. Es soll hier nicht näher auf die geistigen Fähigkeiten der Ameisen eingegangen werden; immerhin wird man aber diesen Tieren, welche sich auch durch ein besonders großes

1) De Wildeman in Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, CXXXIX (1904), n. 14. p. 552.

2) E. Ule, Ameisengärten im Amazonasgebiet, in Englers Bot. Jahrb. Bd. XXX, Beiblatt Nr. 68.

—— Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome. Vegetationsbilder von Karsten und Schenck, dritte Reihe, Heft 1.

Gehirn auszeichnen, ihrer hoch ausgebildeten Lebensweise wegen, in gewissem Sinne eine Intelligenz zusprechen müssen und es wird anzunehmen sein, daß sie wie die Menschen eine Einwirkung auf die Naturprodukte ausgeübt haben. Wer hat aber je bei unseren zahlreichen und hoch ausgebildeten Nutztieren oder Kulturpflanzen die Ansicht ausgesprochen, daß sie entstanden seien, um durch den Nutzen, den sie bieten, zu ihrem Schutz und ihrer Erhaltung anzulocken? Wenn aber bei den Menschen keine Anlockung stattgefunden hat, warum will man sie dann für die Ameisen annehmen?

Die Ameisen haben diejenigen Pflanzen, welche ihnen dienlich waren, mit vielem Geschick oder Scharfsinn ausgewählt und je nach ihren Bedürfnissen benutzt und auf die bewohnten Gewächse höchstens einen Einfluss ausgeübt, etwa wie wir bei den mehr wild wachsenden Nutzpflanzen.

In den für die Ameisen geeignetsten Pflanzen haben sich auch besondere Arten mit der Zeit entwickelt. So leben in den verschiedenen Cecropien eigene Spezies von *Azteca*, außerdem ist in einer *Cecropia*-Art im Gebirge eine viel größere Ameise, nämlich *Camponotus Ulei* Forel n. sp. gefunden worden. Eine ebenfalls in *Cecropia* vorkommende, schmerzhaft stechende Ameise wurde schon oben erwähnt. Auch die Melastomataceen beherbergen verschiedene Gattungen und Arten und zuweilen mehrere in einer Pflanzenart. Indessen gibt es auch ausgebildetere Pflanzenameisen in weniger entwickelten Formen der Ameisenpflanzen, wie z. B. *Pseudomyrma Caroli* Forel[1]) var. *sapii* in *Sapium* und *Pseudomyrma sericea* Mayr. var. *longior* in *Platymiscium stipulare* Bth. usw. Da bei *Sapium*, einem Kautschukbaum, keine besonderen Höhlungen vorhanden sind, so ist doch nicht anzunehmen, daß diese Pflanze noch auf einer niederen Stufe der Ameisenpflanzen stünde und sich mit der Zeit vielleicht auch Schläuche ausbildeten. Ein Schutz durch Ameisen ist hier aber ohne Bedeutung, weil das Laub von *Sapium* kaum von Tieren begehrt wird.

Wenn nun aber die komplizierten Hohlräume nnd Schläuche der Ameisenpflanzen keine Anpassungen an die Ameisen darstellen, so ist ihre Entstehung vielleicht mit Einrichtungen zu erklären, die mit dem Leben der Pflanze selbst zusammenhängen. Derartige Hohlräume sind, wie die Ameisenpflanzen, fast ausschließlich den Tropen eigentümlich und ist ih e Bedeutung noch wenig untersucht worden. Vielleicht wäre eine Erklärung in der Richtung zu finden, in der sie Garteninspektor Rettig[2]) zu lösen versucht hat.

Nach ihm sind die Galerien der *Myrmecodia*-Knollen oder Luftschächte

1) A. Forel. In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonasgebiet und aus Peru. Zoolog. Jahrb. Bd. XX. H. 6.

2) Ernst Rettig, Ameisenpflanzen und Pflanzenameisen. Jena (Ernst Rettig) 1904.

dazu entstanden, um die schädlichen Einwirkungen übermäßiger Erwärmung und dadurch bewirkte, unverhältnismäßige Wasserentziehung herabzusetzen. Gelten nun auch direkte Schutzmittel der Pflanzen gegen Hitze nicht als erwiesen, so können sie jedoch gegen die Folgen derselben vielfach vorhanden sein.

Die Durchlüftungsräume der Ameisenpflanzen mögen teils die Biegungsfestigkeit derselben fördern, teils die Transpiration regeln und können dabei auch mit Auswechslungspforten, das sind ihre oft merkwürdigen Zugänge, versehen sein. Einige hoch entwickelte Formen epiphytischer Bromeliaceen, z. B. *Tillandsia bulbosa* Hook., bilden auch durch zwiebelartig zusammenschließende Blattscheiden Hohlräume, die entschieden eine Bedeutung für die Organisation solcher Pflanzen haben müssen, während die auch hier selten fehlenden Ameisen zum Schutz völlig überflüssig sind. Bei einigen epiphytischen Farnen in Indien, *Polypodium patelliferum* und *sinuosum* Wall. hat Goebel nachgewiesen, daß die Hohlräume zuerst von einem Wassergewebe, dessen Bedeutung man früher nicht gekannt hat, ausgefüllt sind, das dann von den Ameisen, um passende Wohnungen zu gewinnen, entfernt wurde. Fast alle diese Hohlräume sind in der Tat als geeignete Wohnungen von den Ameisen in Besitz genommen worden. Gewiß mögen das beständige Bewohntsein von Ameisen, ihre Schildläuse und ihre Ausscheidungen auch eine Einwirkung auf die Myrmecophyten ausgeübt haben, aber die komplizierten Zugänge der Hohlräume selbst waren entschieden schon vorgebildet. Die Ansicht, daß die Blattschläuche von Ameisen hervorgerufene Gallenbildungen seien, ist auch zurückzuweisen, weil man keine Ameisengallen kennt und solche niemals in solcher Regelmäßigkeit und Symmetrie auftreten. Eine völlige Aufklärung in dieser Frage ist aber erst zu erhoffen, wenn die bisherige Ameisentheorie beseitigt ist, diese kann aber nicht aufrecht erhalten werden, wenn die Beweise, auf die sie sich stützt, nicht zutreffen.

Aus meinen Ausführungen und Beobachtungen lassen sich etwa folgende Schlüsse ziehen.

1. Bei der Erklärung der Ameisenpflanzen ist auf die Initiative der Ameisen, die sich zu Wohnungen geeignete Pflanzen mit schon vorgefundenen Hohlräumen ausgewählt und diesen angepaßt haben, am meisten Gewicht zu legen.

2. Ein Schutz der Pflanzen durch Ameisen vor blattzerstörenden Tieren ist in manchen Fällen gewiß anzunehmen und dieser mag, wie andere günstige Eigenschaften, den Pflanzen im Kampf ums Dasein von Vorteil gewesen sein, aber die Bedeutung dieses Schutzes ist nicht so groß, als daß er besondere Bildungen hervorrufen konnte.

3. Zweifellos übt das innige und beständige Zusammenleben

der Ameisen mit Pflanzen auch auf letztere eine momentane Einwirkung aus.

4. Die vollkommensten Ameisenpflanzen sind auch gewöhnlich am beständigsten von ausgebildeteren Formen besonderer Ameisen-Arten bewohnt.

5. Die merkwürdigen Hohlräume sind durch tiefer liegende Ursachen, welche sich auf die innere Organisation der Pflanzen begründen lassen, zu erklären.

Die meisten von Ameisen bewohnten Pflanzen sind im engeren Sinne nicht mehr als Ameisenpflanzen aufzufassen und sie haben für den Botaniker nur noch ein Interesse durch das beständige Bewohntsein von Ameisen, deren noch unbekannte Einwirkung und die merkwürdigen Bildungen von Hohlräumen vieler dieser Gewächse. Eine größere Wichtigkeit haben jedoch alle diese Pflanzen als komplizierte Wohnungen der Ameisen und deren damit verbundene Anpassungen und Gewohnheiten für den Zoologen und er wird wohl mit Recht die Pflanzenameisen als eine besondere, biologische Gruppe behandeln.

II. Aufzählung und Eigentümlichkeiten von Ameisenpflanzen.

Es sollen nun noch die zahlreichen auf der Amazonas-Expedition gefundenen Ameisenpflanzen, unter denen sich viele neue befinden, hier aufgezählt und einige Eigentümlichkeiten derselben hervorgehoben werden.

1. Polypodiaceen.

Polypodium bifrons Hook.

2. Araceen.

Anthurium gracile Engl.

3. Bromeliaceen.

Tillandsia paraensis Mez, *T. juruana* Ule n. sp., *T. exigua* Ule n. sp.

4. Moraceen.

Cecropia sciadophylla Mart. und fünf noch unbestimmte Arten, *Coussapoa* sp., *Pourouma* sp.

5. Polygonaceen.

Triplaris Schomburgkiana Bth., *T. surinamensis* Cham.

6. Rosaceen.

Hirtella myrmecophila Pilger n. sp.

7. Leguminosen.

Tachigalia paniculata Aubl., *T. formicarum* Harms n. sp. und eine

unbestimmte Art, *Swartzia* sp., *Pterocarpus Ulei* Harms n. sp., *Platymiscium stipulare* Bth., *P. Ulei* Harms n. sp.

8. Euphorbiaceen.

Sapium taburu Ule n. sp., *S. eglandulosum* Ule n. sp.

9. Melastomataceen.

Leandra bulbifera Pilger n. sp., *Pterocladon Sprucei* Hook. f., *Tococa bullifera* Mart. et Schr., *T. discolor* Pilger n. sp., *T. guianensis* Aubl., *T. juruensis* Pilger n. sp., *T. parviflora* Spruce, *T. setifera* Pilger n. sp., *T. stephanotricha* Naud. var. *ferruginea* Cogn., *T. Ulei* Pilger n. sp., *T. ind.*, *Maieta guianensis* Aubl., *M. juruensis* Pilger n. sp., *M. Poeppigii* Mart., *M. tococoidea* Cogn. M. ind., *Myrmedone macrosperma* Mart., *Myriaspora egensis* DC.

10. Boraginaceen.

Cordia nodosa Lam., *C. Gerascanthus* Jacq.

11. Rubiaceen.

Duroia hirsuta K. Sch., *D. saccifera* Spruce.

Auf die diese Pflanzen bewohnenden Ameisen soll hier nicht näher eingegangen werden, weil diese mit Zugrundelegung der Beschreibungen von A. Forel schon in einer Arbeit, »Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen«, in Flora 1905, Bd. 94, Heft 3, behandelt worden sind.

Bei Beobachtung der von mir aufgefundenen Blumengärten der Ameisen[1]), hatte ich im Anfange alle Pflanzen mit hineingezogen, die irgend in Verbindung mit denselben zu stehen schienen.

Spätere Untersuchungen zeigten jedoch, daß einige dieser Pflanzen nicht zu den Ameisennestern gehörten und nur zufällig dahin gelangt

1) In der Bibliographia des Boletim do Museu Goeldi beschuldigt mich Dr. Goeldi einer wissenschaftlichen Unehrlichkeit, weil ich Tatsachen veröffentlicht hätte über das, was andere taten, sagten und veröffentlichten. Der Zoologe Dr. Gottfried Hagmann habe mich bei einem Spaziergang in einem öffentlichen Park, als ich mich einige Tage in Para als Neuling, wie er meint, aufhielt, auf die Ameisennester erst aufmerksam gemacht.

Ich kann hierauf erwidern, daß mir auf diesem Spaziergange zuerst das beständige Vorkommen von *Peperomia* in Ameisennestern hoch oben auf den Bäumen aufgefallen war und ich mich darüber äußerte. Was mir darauf Dr. Hagmann geantwortet hatte, erinnere ich mich nicht mehr, weil ich damals der Sache noch keine Bedeutung beilegte. Möglich ist, daß Dr. Hagmann mir durch seine Äußerungen etwas verraten zu haben glaubte. Erst als ich in Manáos diese mit Pflanzen durchwachsenen Ameisennester unmittelbar vor mir hatte, habe ich die Sache wirklich untersucht. Nach meinen Vorstudien bei Rio de Janeiro (»Blattschneider als Verschlepper von Samen und Stoffen für Humus«, Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. XVIII. Heft 3) mußte ich unbedingt auf diese Vorgänge aufmerksam werden.

waren. So war *Aechmea tillandsioides* Mez nur einmal dicht bedeckt mit Ameisen gefunden worden. Wahrscheinlich hatten hier andere Ameisen, welche nicht zu denen der Blumengärten gehörten, vielleicht *Crematogaster Stollii* Forel, ihre Gänge angelegt. Ebenso dürfen *Nidularium eleutheropetalum* Ule n. sp. und eine *Peperomia*-Art nicht zu den Pflanzen der Blumengärten gezählt werden.

Etwas anders verhält es sich mit *Anthurium gracile* Engl. Hier leben Ameisen, *Crematogaster limata* Smith, unter dem von Luftwurzeln gebildeten Nest und beißen, wenn man die Pflanzen losreißt, etwas schmerzhafter als die *Azteca*-Arten. Dieses *Anthurium* wuchs oft in der Nähe der Blumengärten, da es sich aber nicht feststellen ließ, daß die Samen wirklich von Ameisen verschleppt werden, darf sie nicht als dazu gehörig angesehen werden, sondern nur als eine Ameisenpflanze wie die oben angeführten.

Eine ebenfalls für die Blumengärten zweifelhafte Pflanze ist ein höchst merkwürdiges *Polypodium*, das ich im peruanischen Gebirge gefunden habe. Der Gebirgszug bildete bei etwa 1100 m Höhe eine größere Einsenkung und dort standen auf einem offenen Platz üppige Sträucher von *Tococa guianensis* Aubl. mit Anlagen der Blumengärten von *Azteca Traili* Em. Es war die höchste Stelle, wo ich diese Ameisennester noch angetroffen hatte. Unter diesen Gewächsen fiel mir eine Kletterpflanze mit fiederteilig ausgebuchteten Blättern und großen, höckerigen Knollen, die hohl und von Ameisen bewohnt waren, auf. Die fleischigen Stengel und weichen Blätter gaben der Pflanze ein eigentümliches Aussehen, das sie kaum als einen Farn erkennen ließ, um so mehr, als fertile Wedel fehlten (Tafel I).

Bei meinen Nachforschungen nach dem, was es in der Literatur über myrmecophile Farne gibt, wurde ich darauf aufmerksam gemacht, daß von Hooker ein *Polypodium bifrons* aus Ecuador beschrieben worden sei, das von Ameisen bewohnte Knollen besitze. Als ich darauf die betreffende Tafel in Hookers Exotic Ferns aufschlug, überzeugte ich mich, daß der von mir gefundene Farn in der Tat mit dem dort abgebildeten

---

In allen meinen Arbeiten habe ich immer die Personen genannt, welche mich zuerst zu Beobachtungen angeregt haben oder denen ich sie in anderer Weise verdankte. Immer wieder kehrt in meinen Berichten der Name von Dr. Fritz Müller wieder, dem ich so viele Belehrung schulde. Bei dem wunderbaren Vorkommen von einer *Utricularia* in epiphytischen Bromeliaceen habe ich nicht versäumt, Herrn Kromer, der mir den Fall zuerst mitgeteilt hatte, zu nennen. Es lag für mich nicht der geringste Grund vor, Herrn Dr. Hagmann nicht auch namentlich anzuführen, wenn die Mitteilungen dieses Herrn irgend eine Bedeutung für meine Beobachtungen gehabt hätten. Vermutlich bewegen sich die Untersuchungen über Ameisen vom Museu Goeldi in Pará in einer ganz anderen Richtung als die meinigen. Herr Dr. Goeldi würde gewiß besser tun, sich vorher über den Sachverhalt genau zu unterrichten, ehe er derartige Beschuldigungen, welche er durch nichts beweisen kann, in die Öffentlichkeit bringt, sei es auch nur in portugiesischer Sprache.

übereinstimme. Das *Polypodium bifrons* Hook. wurde entdeckt von Jameson im Jahre 1831 am Ufer eines Nebenflusses des Napos in Ecuador, woselbst es teilweise von Wässern bedeckt war und an den Wurzeln saftige, hohle Knollen trug, in denen Ameisen ihre Zuflucht gesucht hatten. Hooker vergleicht diese knollenartigen Gebilde mit den Knollen von *Hydnophytum formicarum* Jack, an die sie auch mich zuerst erinnerten, aber bei weiterer Untersuchung fand ich, daß man es da mit Bildungen, analog den Urnenblättern von *Dischidia*, zu tun habe.

Die ca. 40 cm lange, dicht mit in einer Ebene ausgebreiteten Blättern versehene Schlingpflanze saß mit einem Nest von etwa sechs knollenartigen Gebilden einer Astgabelung von *Tococa guianensis* Aubl. auf. Die Scheinknollen sind von eiförmiger Grundform, nach vorn etwas verbreitert und oben zusammengedrückt, bis über 30 mm lang, 25 mm breit und 20 mm hoch. Sie sitzen wie die Blätter abwechselnd am fleischigen Rhizom, und die Anheftungsstelle befindet sich an der unteren Seite, ca. 5 mm vom hinteren schmalen Ende entfernt. Auf der verbreiterten Oberseite finden sich nun mit ziemlicher Regelmäßigkeit hervorragende, kantige Höcker. Zunächst bemerkt man einen solchen Höcker, der immer etwas hornförmig und spitz ist, fast genau über der Anheftungsstelle. Dann folgt in der Mitte der vorderen Hälfte die stärkste Ausstülpung, zu deren beiden Seiten am äußersten Rand meist noch je drei Höcker vorhanden sind. An der unteren Seite ist die Scheinknolle nach der etwas dem schmaleren Teil genäherten Öffnung zusammengezogen. Diese Öffnung mit ihren tief in das Innere eingestülpten Rändern ist anfangs ca. 10 mm breit und verengert sich nach innen bis auf 5 mm. Innen sind durch die Höcker und Einstülpungen der fleischigen Wände verschiedene gewundene Abteilungen und Kammern entstanden. So befindet sich eine kleine mehr abgeschlossene Kammer an dem schmaleren Ende bei der Anheftung. Durch die Mündung dieser Scheinknollen wachsen nun immer Wurzeln in das Innere und diese durchdringen zuweilen das lockere Gewebe der fleischigen Wände an schadhaften Stellen. Einige der Innenwand fest angedrückte Wurzeln waren in der Tat mit ihr verwachsen, und bei einer stärkeren sah man deutlich, wie sie die Wand von innen nach außen durchdrungen hatte. Leider fehlten jüngere Stadien dieser knollenartigen Urnenblätter, so daß sich nicht genau feststellen ließ, ob der bei einigen vorkommende Kranz kleiner, wurzelartiger Ausstülpungen am Rande der Mündung wirklich von den durchwachsenen Wurzeln herrührte, oder aus besonderen Gefäßen entstanden war, in welchem Falle dann Achsenteile bei der Bildung hätten betätigt gewesen sein müssen. Ebenso ließen sich Spaltöffnungen an der meist schon stark angegriffenen Innenwand nicht nachweisen, welche auch der meist noch gesunden, engmaschigen Außenwand fehlten. Die innere dichte Schicht bestand aus einem weitlumigen Wassergewebe.

Die ganze Form, grüne Färbung, Aderung und Stellung der Schein-

knollen läßt sie indessen in der Hauptsache nur als besonders umgebildete Mantelblätter deuten, wie sie als Urnenblätter bei *Dischidia Rafflesiana* Wall. bekannt sind[1]).

Diese knollenförmigen Urnenblätter sitzen nun mit dem unteren Teile, an dem sich die Mündung befindet, dem Substrate fest an und können sich nicht direkt mit Wasser füllen. Gewiß wird ihnen aber zu Regenzeiten Feuchtigkeit und Wasser zugeführt, die auch in den fleischigen Wänden aufgespeichert werden. Da der Innenraum wohl immer mit Wasserdampf angefüllt ist, so finden die dort hineingewachsenen Wurzeln einen günstigen Ort zu ihrer Entwicklung und zur Wasserversorgung der Pflanze; auch werden sie dieselbe mit Nährstoffen aus angesammelten tierischen und pflanzlichen Resten versehen.

Daß die Urnenblätter aber ein starkes Schutzmittel gegen Austrocknung sein müssen, geht aus der Beschaffenheit des Farns hervor; denn die mehr fleischigen Rhizome und die vielen zarten und saftigeren Blätter würden sonst nicht bestehen können. Epiphyten mit Wasserreservoiren haben oft weniger xerophyt ausgebildete, größere und dünnere Blätter.

Wir finden in den Urnenblättern von *Polypodium bifrons* Hook. also Hohlräume, die entschieden Bildungen sind, welche einen Zweck haben, der mit dem inneren Haushalte in der Organisation der Pflanze zusammenhängt, und die Ameisen, welche ja alle solche Schlupfwinkel benutzen, sind nur nebensächlich. Zwar hat Forel eine eigene Varietät für die dort hausende Ameise aufgestellt, nämlich als *Azteca Traili* Em. var. *filicis*. Nun befand sich aber das Exemplar von *Polypodium bifrons* auf einem Strauch von *Tococa guianensis* mit Anfängen von Blumengärten, in denen die typische Ameise *Azteca Traili* vorkommt, und da liegt die Vermutung nahe, daß die Ameisen zusammengehörten und die Varietät *filicis* nur eine Gebirgsform darstellt. Mit den Blumengärten darf man diesen Farn selbt wohl kaum in Verbindung bringen, denn alle von den Ameisen in ihren Nestern kultivierten Pflanzen sind solche mit Beerenfrüchten, und Sporenpflanzen sind daselbst bis jetzt unbekannt. Ob die von Jameson gefundene Pflanze von derselben Ameise bewohnt wurde, läßt sich leider nicht mehr feststellen; immerhin wird dies *Polypodium* im weiteren Sinne zu den Ameisenpflanzen zu zählen sein. *Polypodium bifrons* Hook., dessen Urnenblätter eine der höchst entwickelten Formen erreichen, ist unter den Myrmecophyten ein Vertreter Südamerikas, wie es *Polypodium patelliferum*, *P. sinuosum* Wall. und *Laconopteris carnosa* Bl. für Asien sind.

Mit *Anthurium gracile* Engl. und *Polypodium bifrons* Hook. habe ich hier 48 Myrmecophyten aufgeführt, die im Amazonasgebiet von mir beobachtet worden sind; und das ist eine stattliche Anzahl, wenn man bedenkt,

1) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889—92.

daß hier Gräser, Kräuter und Wasserpflanzen überhaupt nicht mitzählen. Vom südlichen Brasilien habe ich während eines viel längeren Aufenthaltes kaum ein Dutzend Ameisenpflanzen kennen gelernt, und auf dem 30. Breitengrad verschwinden sie in Rio Grande do Sul gänzlich.

Für eine Beurteilung der Ameisentheorien geben auch die von mir beobachteten Blumengärten der Ameisen wichtige Aufschlüsse und sollen deshalb hier noch kurz betrachtet werden.

Es ist nämlich von mir festgestellt worden, daß Ameisen die Samen bestimmter Pflanzen in Ritzen und Zweiggabelungen der Bäume und Sträucher oder in dort angelegte Erdnester verschleppen und dann durch Hinzutragen von mehr und mehr Erde deren Wachstum befördern und so eine Vergrößerung und Befestigung ihrer Baue erreichen. Außerdem bieten die üppig gedeihenden Pflanzen Schutz vor den sengenden Strahlen der Tropensonne und vor den heftigen Regengüssen. Es gibt zwei Arten von den sogenannten Blumengärten, nämlich solche mit einer größeren Ameise und solche mit einer kleineren.

Die Blumengärten mit der größeren Ameise, *Camponotus femoratus* (Fab.), sind bewachsen von *Philodendron myrmecophilum* Engl. n. sp., *Anthurium scolopendrinum* Kunth. var. *Poiteauanum* Engl., *Streptocalyx angustifolius* Mez (Tafel II), *Aechmea spicata* Mart., *Peperomia nematostachya* Link, *Codonanthe Uleana* Fritsch n. sp. und *Phyllocactus phyllanthus* Link.

Die Blumengärten mit der kleineren Ameise werden bewohnt von *Azteca Traili* Em., *A. olitrix* Forel n. sp. und *A. Ulei* Forel n. sp. Die von diesen gezüchteten Pflanzen sind *Philodendron myrmecophilum* Engl. n. sp., *Nidularium myrmecophilum* Ule n. sp., *Ficus myrmecophila* Warb. n. sp., *Marckea formicarum* Damm. n. sp., *Ectozoma Ulei* Damm. n. sp., *Codonanthe formicarum* Fritsch n. sp. und zwei noch unbestimmte Gesneriaceen [1]).

Diese von mir Ameisenepiphyten genannten Gewächse gehören, und zwar im engeren Sinne, auch zu den Ameisenpflanzen und vermehren die oben gegebene Anzahl noch um 14, so daß sie sich nun im ganzen auf 62 belaufen.

Nur wenige von diesen Nutzpflanzen der Ameisen kommen außerhalb des Amazonasgebietes auch ohne Ameisen vor, die meisten aber, und besonders die von *Azteca* gezüchteten, sind den Blumengärten eigentümliche Pflanzenarten, von denen einige ziemlich isoliert dastehen.

Vermutlich sind die Blumengärten dadurch entstanden, daß Ameisennester gelegentlich zwischen Epiphyten angelegt wurden und durch dieselben

1) In meiner ersten Arbeit waren diese Pflanzen noch nicht oder nur oberflächlich bestimmt

einen festeren Halt bekamen. Von den saftigen Beeren dieser Epiphyten nährten sich nun die Ameisen und verschleppten dann zuweilen die Samen in Ritzen der Baumrinde, wo einige keimten, sich entwickelten und wieder Ameisennestern Schutz gaben. Fühlten aber einmal diese findigen Tierchen, daß ihnen heranwachsende Epiphyten einen großen Nutzen für ihre Nester boten, so sorgten sie mehr für das Aufwachsen der Pflanzen, und die Aufzucht derselben wurde zur ererbten Gewohnheit. Die Kulturpflanzen der Ameisen paßten sich nun den Verhältnissen an oder bildeten sich um und haben sich zum Teil nur in den Blumengärten erhalten. Zweifellos übertragen die Ameisen bei der Anlage von neuen Nestern die Samen von alten Gärten in dieselben; und das wird besonders bei denen von *Camponotus femoratus*, die oft in großer Menge in einer Gegend auftreten, leicht erklärlich. Bei den Überschwemmungen werden auch hin und wieder durch umgestürzte und im Flusse treibende Bäume die Blumengärten verbreitet werden. In die vereinzelt, in weiterer Ferne auftretenden Gärten, wie man sie mehr von *Azteca* findet, können die Pflanzen auch nur dadurch hineingelangt sein, daß die Ameisen die Samen sehr weit verschleppten. Es fällt auf, daß Arten von Ameisenepiphyten immer wieder in einzelnen Exemplaren so zerstreut vorkommen.

Da nun die Ameisen sich für ihre Nester geeignete Pflanzen, die nun von ihnen abhängig wurden, ausgewählt und gezüchtet haben, so ist dadurch auch bewiesen, daß diese Tiere im stande sind, auf die Pflanzen umgestaltend einzuwirken, sich ihre Eigenschaften zu nutze zu machen und sich ihnen anzupassen.

In dieser Weise mögen die Ameisen auch alle möglichen Hohlräume in Pflanzen zu ihren Wohnstätten benutzen und je nach den Verhältnissen sich dort mit ihrer Lebensweise einrichten. Auf manchen strauchartigen Myrmecophyten mit Blattschläuchen scheinen die Ameisen, obwohl auch dort bestimmte Arten ihre Brut in den Schläuchen züchten, nicht so fest und aussließlich angesiedelt sein. Merkwürdig ist es daher auch, daß die *Azteca*-Arten der Blumengärten in enger Verwandtschaft mit *Azteca Traili* Em. auf *Tococa guianensis* Aubl. und mit *Azteca Ulei* Forel auf *Cordia nodosa* Lam. stehen, ja sich zum Teil kaum von einander unterscheiden lassen. Das Verhalten der verschiedenen *Azteca*-Arten der Blumengärten bedarf freilich noch eingehender Untersuchungen. Indessen gibt es Fälle, wo Ameisen je nach den Verhältnissen verschiedene Lebensweise haben. So berichtet H. von Ihering, daß die Ameisen von *Camponotus rufipes* F. auf festem Lande am Boden ihre Wohnstätte haben, in Gegenden aber, wo sie den Überschwemmungen ausgesetzt sind, kunstvolle Nester auf den Bäumen anlegen.

In ähnlicher Weise mögen auch den *Azteca*-Arten die Wohnräume, welche ihnen die Ameisen boten, nicht genügt haben, und so schritten sie, nachdem sie zuerst den Schutz dort zu-

fällig wachsender Epiphyten benutzten, zur Anlage der so kunstvollen Nester der Blumengärten.

Alle diese in und mit Pflanzen lebenden Ameisen sind mit ihrem Körper auch ihrer Lebensweise angepaßt, indem sie sich durch niederen Körperbau und flachgedrückten Kopf, namentlich der Geschlechtstiere, auszeichnen. Um eine solche Ausbildung zu bewirken, mußten aber Pflanzen vorhanden sein, die sie benutzen konnten, und unter diesen bevorzugten sie die, welche ihnen die meisten Vorteile boten. Übergänge von den Anfängen einer rohen Durchbohrung von Pflanzenteilen durch die Ameisen bis zu der Benutzung von Zugängen zu den entwickeltsten, ihnen gleichsam angepaßten Hohlräumen, lassen sich nachweisen. Je tiefer wir aber in das Leben dieser hochbegabten Tierchen eindringen, um so mehr werden wir zu der Überzeugung kommen, daß wir die alte Theorie der Ameisenpflanzen, wonach ihre komplizierten Hohlräume bei natürlicher Auswahl durch den Schutz der Ameisen entstanden seien, fallen lassen müssen.


Mur
JUDE
Alpen
Seetaler
Saualpe
VÖLKERMAR
Eisenk
Vellach
Sul
Grintovz
Ojstrica
Sanntaler
Alpen
Kanker
KRAINBURG
STEIN
LAIBACH
Eryth
Casta
Diant
Croc
Dent
Lathy
Anen